桂西南喀斯特地区主要木本经济植物叶功能性状变异及其适应策略

庞世龙，欧芷阳*，申文辉，何峰，陆国导

（广西壮族自治区林业科学研究院，南宁 530002）

摘要：植物叶功能性状可直接或间接地反映植物对环境变化的响应与适应策略。采用野外气体交换测量和实验室分析相结合的方法，以桂西南典型喀斯特灌丛常见种龙须藤和黄荆为对照，对该区域 5 种优势木本经济植物的叶功能性状指标及其关系进行研究。结果表明：11 个叶功能性状指标种内均存在不同程度的变异，除胞间 CO_2 浓度和水分利用效率外，其余指标均存在显著差异。比叶面积与叶干物质含量、叶组织密度呈极显著负相关，净光合速率与

气孔导度、蒸腾速率呈极显著正相关，叶绿素与净光合速率、胞间 CO_2 浓度和蒸腾速率呈显著或极显著负相关。结合叶经济谱理论分析，毛葡萄、长穗桑和黄荆属快速投资-收益型物种，趋向于选择光合能力强、比叶面积大但寿命短的生存策略；而柠檬、山黄皮、枇杷和龙须藤属缓慢投资-收益型物种，趋向于选择光合能力弱、比叶面积小和寿命长的生存策略。其中，枇杷和龙须藤的功能性状又发生了趋异分化，枇杷具有较高的水分利用效率，而龙须藤具有较高的叶干物质含量。结果说明桂西南喀斯特地区 5 种优势木本植物通过叶功能性状间的权衡采取了不同的适应策略，对于喀斯特退化生态系统植被恢复与重建具有重要的理论指导意义。

关键词：叶功能性状，叶经济谱，木本经济植物，喀斯特，桂西南

中图分类号：Q948　　　　　　　　**文献标识码：**A

Leaf function traits variations and adaptive strategies of major woody economic plants in karst area of Southwest Guangxi

PANG Shilong, OU Zhiyang*, SHEN Wenhui, HE Feng, LU Guodao

（*Guangxi Forestry Research Institute*, Nanning 530002, China）

Abstract: Plant leaf functional traits can reflect the responses and adaptation strategies of plants to environmental changing directly or indirectly. Using field gas exchange measurement and laboratory analysis, 11 leaf function traits and their relationships of five dominant woody economic plants in karst area of Southwest Guangxi were compared with *Vitex negundo* and *Bauhinia championii*, two common species in typical karst mountains of this area. The results showed that there were considerable intraspecific variations for the 11 leaf function traits. There were significant differences in leaf function traits except intercellular carbon dioxide concentration (C_i) and water use efficiency (WUE). There was highly significant negative correlation between specific leaf area (SLA) and leaf dry matter content (LDMC), and leaf tissue density (LTD). However, net photosynthetic rate (P_n) was very significant positive related to stomatal conductance (G_s) and transpiration rate (T_r). Relative chlorophyll content significantly negatively correlated with P_n, and significantly negatively with C_i and T_r remarkably. *Vitis heyneana*, *Morus wittiorum*, and *Vitex negundo* were quick investment-return species on the leaf economics spectrum. They tend to choose a survival strategy of strong photosynthesis, large SLA, but short life span. However, *Citrus limon*, *Clausena excavata*, *Eriobotrya japonica*, and *Bauhinia championii* were slow investment-return species on the leaf economics spectrum. They tend to choose a survival strategy of weak photosynthesis, small SLA, and long life span. The leaf function traits occurred divergent differentiation between *Eriobotrya japonica* and *Bauhinia championii*. The former had higher WUEE, while the latter had higher LDMC. The results proved that the five dominant woody economic plants took different adaptation strategies to habitats by trade-off among leaf functional traits. The results had important theoretical significance to the vegetation restoration and reconstruction of karst degraded ecosystem.

Key words: leaf functional traits，leaf economics spectrum，woody economic plants，karst，Southwest Guangxi

基金项目：广西林科院基本科研业务项目（201813）；广西科技计划项目（桂科 AB16380300）；广西林业科研与推广项目（GL2019KT13）[Supported by Fundamental research funds for Guangxi Forestry Research Institute （201813）; Guangxi Science and Technology Plan Project （AB16380300）; Guangxi Science and technology research and extension project （GL2019KT13）]。

作者简介：庞世龙（1977-），男，广西博白人，本科，高级工程师，主要从事喀斯特石漠化植被恢复研究，（E-mail）ps5218@126.com。

***通信作者：**欧芷阳，博士，高级工程师，主要从事植物生理学研究，（E-mail）ozhiyang@126.com。

植物与环境的相互关系一直是生态学研究的重点内容（冯秋红等，2008）。在与环境的相互作用中，植物逐渐形成了许多外在形态和内在生理方面的适应策略，以最大程度地减小全球气候变化带来的不利影响，这些适应策略的表现即为植物性状（孟婷婷等，2007）。植物性状作为连接植物与环境的桥梁，能够客观地表达植物对外部环境的适应性，而叶片是植物与外界环境接触面积最大、对环境变化高度敏感的器官，也是植物进行光合作用和物质生产的主要器官，其性状特征直接影响植物的基本行为和功能，体现了植物为获得最大碳收获所采取的适应策略（Ackerly et al., 2002），具有重要的生态学和生物进化意义（张林和罗天祥，2004；姜春明和于贵瑞，2010）。对植物叶片水平功能性状的研究，有助于深入解释植物对环境变化的适应机理，对于退化生态系统植被的恢复与重建具有重要的理论和实践意义。

桂西南喀斯特地区是中国连片碳酸盐岩裸露面积最大、喀斯特发育最强烈、生态环境最脆弱的地区之一，其生态环境问题已成为当今国际地学和生态学研究的热点（陈洪松等，2013；侯文娟等，2013）。由于独特的地质背景和二元水文地质结构导致地表土被薄且不连续，水分入渗快，水文过程异常迅速，干旱频发，植物无法获得充足的水分，生长发育受到限制，一旦遭受破坏，极难恢复。水分亏缺是该区植被恢复与重建的主要限制因子。经过长期的自然选择，适生于喀斯特环境的植物表现出独特的嗜钙性、耐旱性、耐瘠性和石生性，其适应机理与其他类型区显著不同。最近 20 年，随着全球环境变化研究的深入，叶性状相关的新概念和测度方法不断涌现，应用叶性状研究植物对环境的适应机理已成为生态学研究的热点之一（李永华等，2005）。目前有关叶性状的研究主要基于不同尺度研究植物叶性状与环境的关系及其与生态系统的关系（Wright et al., 2005a；孟婷婷等，2007；李永华等，2012；毛伟等，2012）。但在某些特殊的生境中，较小的空间尺度亦存在较大的空间异质性，例如喀斯特生境。然而目前关于喀斯特生境叶性状的研究较少（钟巧连等，2018；庞志强等，2019），对于包含气候变化和人类干扰在内的环境胁迫下植物适应机制的研究仍非常欠缺，难以支撑退化生态系统的恢复与可持续发展的需求。为此，本研究选取桂西南喀斯特地区 5 种优势木本经济植物枇杷（*Eriobotrya japonica*）、柠檬（*Citrus limon*）、山黄皮（*Clausena excavata*）、长穗桑（*Morus wittiorum*）和毛葡萄（*Vitis heyneana*）为研究对像，以 2 种典型喀斯特灌丛常见种龙须藤（*Bauhinia championii*）和黄荆（*Vitex negundo*）为对照，研究不同植物叶功能性状特征及其种内、种间变异，分析叶片性状之间的关系，试图从叶性状角度揭示该地区植物对环境的响应与适应策略，以期为喀斯特退化生态系统植被恢复与重建提供科学依据。

1 材料与方法

1.1 研究区概况

研究地位于广西平果县太平镇旺里村旺上屯（107°80′ E 、23°72′ N），海拔 550 m，属于典型的喀斯特峰丛洼地地貌。该地属南亚热带季风气候，年平均气温 21.5 ℃，极端最低气温-0.2 ℃，极端最高气温 40.1 ℃，年均日照时数 1 460.1 h，无霜期 345 d 以上，年均降水量为 1 296.5 mm，降雨多集中在 5 月—9 月，约占全年降雨总量的 70 %，年蒸发量 1 572 mm，相对湿度 80 %。土壤以棕色石灰土为主，多分布于石隙和石窝中，土层浅薄，土被不连续，保水保肥能力差。由于长期受人类活动的影响，原生植被已遭破坏，沦为次生矮林、藤刺灌丛或草丛。2016 年退耕还林，人工栽植枇杷、柠檬、山黄皮、长穗桑和毛葡萄等木本经济植物。长穗桑为裸根苗造林，其他为容器苗造林，造林后各项管理抚育措施一致。

1.2 叶片光合参数的测定

野外光合测定于 2019 年 8 月 8 日晴天 8:00 —18:00 进行。在样地内，每物种随机选取 3 株独立个体，采用 LI-6400 光合仪（LI-Cor Inc., Lincoln, NE, USA）测定当年生、受光良好且充分展开的 1 片成熟叶片，光合有效辐射设定为 1 200 $\mu mol \cdot m^{-2}\ s^{-1}$，参比室 CO_2 通量为 400 $\mu mol \cdot mol^{-1}$，待数据稳定后记录。测定参数包括：净光合速率 P_n、蒸腾速率 T_r、气孔导度 G_s、胞间 CO_2 浓度 C_i 及一些环境参数。叶片瞬时水分利用效率 WUE=净光合速率 P_n/蒸腾速率 T_r。

1.3 叶片结构性状指标的测定

每物种选择 5 株长势良好、大小一致的个体作为取样植株，在样株冠层外缘东南西北 4 个方向，随机采集 12 片完全展开、无病虫害且完整的成熟叶片。样品采集后用被蒸馏水浸湿的滤纸包裹，装入自封袋，编号后置于冷藏箱中，迅速带回实验室。采用 CI-203（CID, Inc, USA）手持式激光叶面积仪测定叶面积，复叶则测定整个叶片的面积(国家林业局，2017)。选用精度为 0.02 mm 的电子游标卡尺分别测量叶基、叶中和叶尖处的厚度，取其平均值作为叶厚度。采用便携式叶绿素测定仪（SPAD-502, Minolta Co., Japan）测定叶片叶绿素含量值（SPAD values），每片样叶测 3 个点，避开叶脉，取其平均值。选用精度为 0.001 g 的电子天平称量叶鲜重，然后在 80 ℃下烘干 48 h 至恒重，称量干重。比叶面积 SLA=叶片面积/叶片干重；叶干物质含量 LDMC=叶片干重/叶片鲜重；叶组织密度 LTD=叶干重/叶体积，式中叶体积=叶面积×叶厚度。

1.4 数据分析

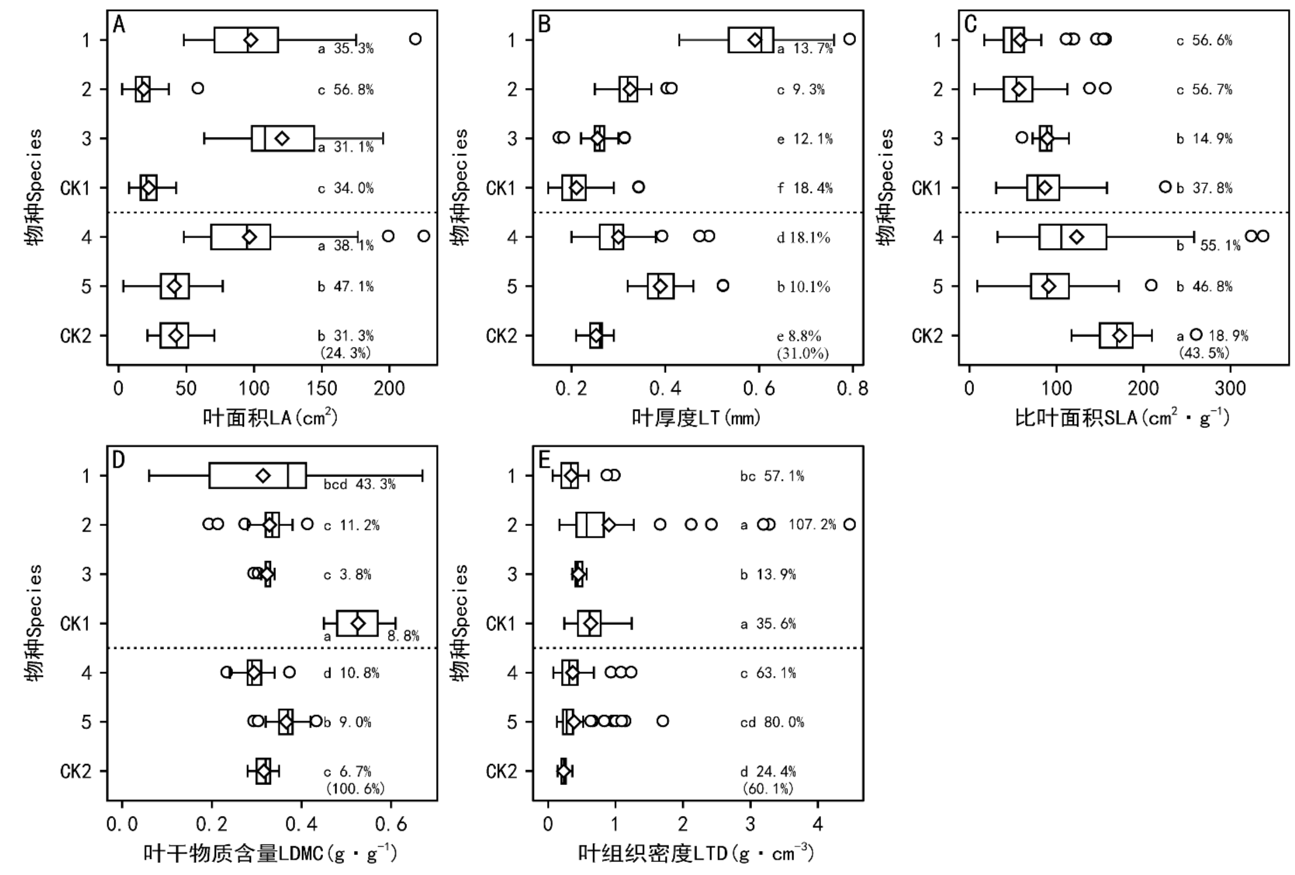
由于植物叶功能性状数据不满足正态分布，因而采用 R 3.6.1 nparcomp 包中的 nparcomp( )函数检验比较各性状间的差异；利用变异系数（*CV*=标准差/平均值×100 %）表征植物叶功能性状的变异程度；采用 psych 包中的 corr.test( )函数分析各功能性状间的相关性；采用 vegan 包中的 rda( )函数对不同物种叶功能性状进行主成分排序分析；采用 ggplot2 包进行作图。

2 结果与分析

2.1 叶片结构型性状的变异特征

由图 1 可知，植物各结构型性状在种内和种间水平上均存在不同程度的变异。柠檬的叶面积（56.8 %）、比叶面积（56.7 %）和叶组织密度（107.2 %）以及龙须藤的叶厚度（18.4 %）、枇杷的叶干物质含量（43.3 %）种内变异系数最大，而山黄皮的叶面积（31.1 %）、比叶面积（14.9 %）、叶干物质含量（3.8 %）和叶组织密度（13.9 %）及黄荆的叶厚度（8.8 %）种内变异系数最小。从植物生活型上看，常绿植物各结构型性状种内变异平均水平普遍高于落叶植物。不同性状种间变异系数的变幅为 24.3 % ~ 100.6 %，由大到小依次为叶干物质含量> 叶组织密度> 比叶面积> 叶厚度> 叶面积。

在物种水平上，不同植物间的同一性状值均存在显著差异（P<0.05），且不同性状有不同的权衡。柠檬的叶面积、比叶面积最小，但其叶组织密度最大。龙须藤的叶厚度最小，其叶干物质含量却最大。黄荆的比叶面积最大，然而其叶组织密度最小。分析结果表明植物通过性状的协调或组合，以适应干湿频繁交替巨变的喀斯特生境。



箱线图中的◇表示植物个体性状平均值；○表示异常值；不同小写字母表示性状值间差异显著(P<0.05)；字母后百分数为种内变异系数；括号内百分数为种间变异系数；纵坐标的 **1-5**、**CK1** 和 **CK2** 代表物种；**1.** 枇杷；**2.** 柠檬；**3.** 山黄皮；**4.** 长穗桑；**5.** 毛葡萄；**CK1.** 龙须藤；**CK2.** 黄荆；虚线之上为常绿植物，下为落叶植物。下同。

◇ represents average values of traits in the boxplots; ○ represents outliers, different little case letters in the same boxplot represents significant difference at 0.05 level; the percentages following letters represent intraspeciefic coefficient of variation , and what in bracket represent interspecies coefficient of variation; **1-5**, **CK1** and **CK2** represents the species in the ordinate; the species number **1.** *Eriobotrya japonica*; **2.** *Citrus limon*; **3.** *Clausena excavata*; **4.** *Morus wittiorum*; **5.** *Vitis heyneana*; **CK1.** *Bauhinia championii*; **CK2.** *Vitex negundo*; Species above the dashed line are evergreen plants, under the dashed line are deciduous plants. The same below.

图 1 5 种优势木本经济植物及 2 种对照植物的叶片结构型性状值

Fig. 1 Leaf structure trait values of the five dominant woody economic plants and the two comparison plants

2.2 叶片功能型性状的变异特征

分析结果（图 2）显示，植物光合作用随光照、CO_2 浓度、温度和水分等环境因子的变化而变化，具有较高的

可塑性（种内变异）。其中，柠檬的净光合速率（58.9 %）和叶绿素（19.2 %）、枇杷的气孔导度（125.1 %）、胞间 CO_2 浓度（61.2 %）和蒸腾速率（84.6 %）以及山黄皮的水分利用效率（113.5 %）种内变异最大。在生活型水平上，常绿植物各功能型性状种内变异平均水平亦高于落叶植物。不同性状种间变异系数的变幅为 31.6 % ~ 83.9 %，由大到小依次为胞间 CO_2 浓度> 蒸腾速率> 叶绿素> 水分利用效率> 气孔导度> 净光合速率。

Kruskal-Wallis 检验结果表明，除胞间 CO_2 浓度和水分利用效率外，其余指标均存在显著差异（$P<0.05$）。长穗桑、毛葡萄和黄荆的净光合速率显著高于山黄皮和龙须藤，且其蒸腾速率也显著高于山黄皮，但其叶绿素则显著低于枇杷、柠檬和山黄皮。从生活型水平上看，落叶植物相较于常绿植物具有较高的净光合速率、蒸腾速率和较低的叶绿素，表明落叶植物在生长旺季具有较高的光合碳同化能力。

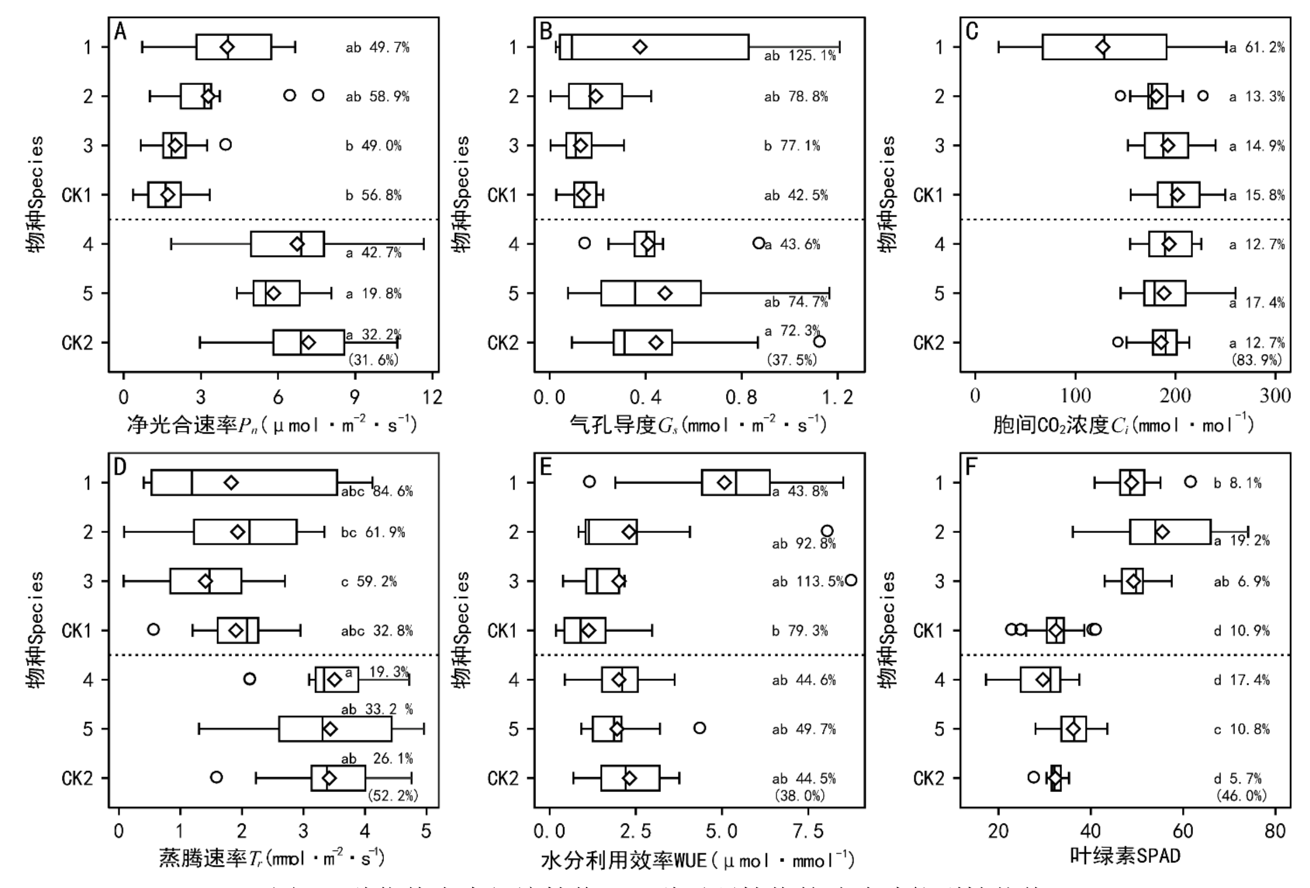


图 2 5 种优势木本经济植物及 2 种对照植物的叶片功能型性状值

Fig. 2 Leaf function trait values of the five dominant woody economic plants and the two comparison plants

2.3 叶功能性状的相关分析

相关分析结果（表 1）表明，叶结构型性状指标叶面积、比叶面积分别与叶干物质含量、叶组织密度呈显著或极显著负相关（$P<0.05$ 或 $P<0.01$，下同）；叶干物质含量与叶组织密度呈显著正相关。叶功能型性状指标净光合速率与气孔导度、蒸腾速率呈极显著正相关，与叶绿素呈显著负相关；气孔导度与蒸腾速率呈极显著正相关；胞间 CO_2 浓度与水分利用效率、叶绿素呈极显著负相关；蒸腾速率与叶绿素呈极显著负相关。叶结构型性状指标与功能型性状指标之间仅比叶面积与蒸腾速率呈显著正相关，与叶绿素呈显著负相关；叶组织密度与净光合速率、气孔导度、蒸腾速率呈极显著或显著负相关。其他性状间无显著相关关系。

表 1 叶功能性状的 Spearman 相关分析

Table 1 Spearman correlation analysis of leaf function traits

叶性状 Leaf traits	叶面积 LA	叶厚度 LT	比叶面积 SLA	叶干物质含量 LDMC	叶组织密度 LTD	净光合速率 P_n	气孔导度 G_s	胞间 CO_2 浓度 C_i	蒸腾速率 T_r	水分利用效 WUE
叶厚度 LT	0.132									
比叶面积 SLA	0.282	-0.272								
叶干物质含量 LDMC	-0.352*	-0.155	-0.449**							
叶组织密度 LTD	-0.493**	-0.191	-0.799**	0.424*						
净光合速率 P_n	0.119	0.298	0.621	-0.438	-0.796**					
气孔导度 G_s	0.136	0.526	0.377	-0.150	-0.716**	0.830**				
胞间 CO_2 浓度 C_i	0.036	-0.521	0.406	-0.139	-0.029	-0.175	-0.218			

蒸腾速率 T_r	-0.017	0.125	0.682*	-0.389	-0.678*	0.808**	0.784**	0.294		
水分利用效率 WUE	0.419	0.334	-0.156	-0.153	-0.135	0.156	0.132	-0.668**	-0.332	
叶绿素 SPAD	-0.055	0.285	-0.648*	0.219	0.431	-0.468*	-0.322	-0.555**	-0.620**	0.301

注：*表示 P<0.05;**表示 P<0.01。

Note: means P<0.05; ** means P<0.01.

2.4 叶功能性状的主成分分析

主成分分析结果表明（图 3），第一主成分解释了 11 个变量总变异的 40.60 %，第二主成分解释了 11 个变量总变异的 35.69 %，两者累积贡献率达 76.29 %，包含了原始变量的绝大部分信息。其中第一主成分与叶组织密度、叶绿素呈正相关关系，与净光合速度、蒸腾速率、气孔导度、比叶面积呈负相关关系；第二主成分与胞间 CO_2 浓度、叶干物质含量呈正相关关系，与水分利用效率、叶厚度、叶面积呈负相关关系。

在物种−性状排序图（图 3）上，11 个叶性状指标发生了明显的趋异分化现象，7 种植物被明显的划分为两类功能类群。毛葡萄、长穗桑和黄荆等落叶植物位于第一主成分轴的负向区域，具有较高的净光合速率、蒸腾速率、气孔导度和比叶面积。枇杷、山黄皮、柠檬和龙须藤等常绿植物位于第一主成分轴的正向区域，具有较高的叶组织密度、叶绿素、水分利用效率和叶干物质含量。其中，枇杷、龙须藤与山黄皮、柠檬之间的欧氏距离较远，性状分化极为明显。龙须藤具有较高的叶干物质含量，而枇杷具有较高的水分利用效率。

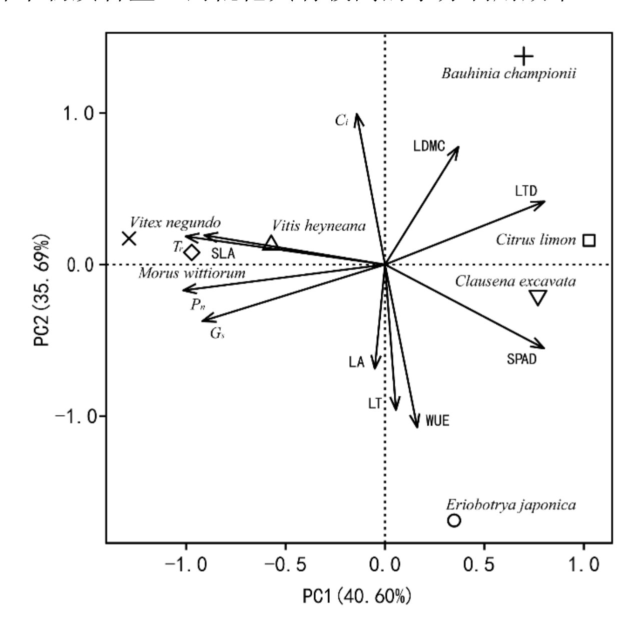


图 3 5 种优势木本经济植物及 2 种对照植物的叶功能性状主成分分析

Fig. 3 Principal component analysis of the leaf function traits of the five dominant woody economic plants and the two comparison plants

3 讨论与结论

研究结果表明，桂西南喀斯特地区 5 种优势木本经济植物 11 个叶性状指标种内和种间均存在不同程度的变异，表明植物性状在同一生境下发生了趋异分化，不同物种、不同性状对同一环境胁迫的响应与适应策略差异较大，这种差异反映了不同叶习性植物形态和功能的内在区别（Tomlinson et al., 2014）。常绿植物各性状种内变异平均水平高于落叶植物，这主要是因为常绿植物的叶片生活史较长，季节变化大，轻微的环境扰动就能诱导叶性状发生变异，表现出较大的可塑性。这与前人的研究结果一致（唐青青等，2016；钟巧连等，2018）。植物性状由遗传因素和环境条件共同决定（尧婷婷等，2010），不同遗传背景的物种其性状种间差异较大。本研究中 11 个性状叶面积的种间变异系数最小（24.3%），性状最稳定，喀斯特生境频繁的临时性干旱抑制了叶面积的扩展；而叶干物质含量的种间变异系数最大（100.6%），物种遗传多样性丰富，对外界环境变化的潜在适应性强。这表明物种经过长期的生境过滤，形成了一套适应于喀斯特生境，具有较小叶面积和较大叶干物质含量的性状组合。较小的叶面积有利于植物减少蒸腾，保持体内水分平衡，而较大的叶干物质含量有利于植物储存养分，增强耐贫瘠、耐干旱的能力。桂西南喀斯特地区植物叶性状种内变异平均为 38.7%，略高于黔中喀斯特地区植物（21.4%）（钟巧连等，2018），而低于粤东地区植物（76.4%）（陈文等，2016），说明粤东地区土壤、气候等自然条件优越，为植物生长提供了丰富的可利用资源，性状可塑性高，变异幅度相对较大；而喀斯特地区水土匮乏、生境严酷，植物生长受到抑制，性状可塑性低，变异幅度小。其变异幅度随生境而异，是植物长期适应于其生存环境的结果。

尽管植物叶片在形状、大小等方面极具变化和多样性，但各生境中物种的叶功能性状却存在着相似的相关关系，反映了植物对生境适应策略的趋同性（董廷发等，2012；刘福德等，2007）。比叶面积与叶干物质含量、叶组织密度呈极显著负相关，即比叶面积较大的植物通常叶干物质含量和叶组织密度较小，反之亦然，这一现象在试验结果中得到了进一步印证。随着叶干物质含量的增加，叶片含水率降低，叶组织密度随之增加，进而导致比叶面积降低。这种关系在植物群落中普遍存在（Wright et al., 2004），反映了植物在长期进化过程中，通过对外部形态、结构以及内部生理特征的调节来响应与适应生境的变化，最终形成了一系列适应特定生境的最佳性状组合（Westoby et al., 2002）。

研究表明，随着幼叶的生长，叶绿素和光合酶含量增加，活性增强，光合速率随之上升，但本研究的结果正好相反，表现为叶绿素与净光合速率、胞间 CO_2 浓度和蒸腾速率等光合参数呈显著或极显著负相关，这是因为喀斯特地区临时性干旱频发，造成植物体内水分亏缺，生长受到抑制。光合作用对水分胁迫较为敏感（Teng et al., 2014），水分胁迫会显著降低叶片光合酶的活性，致使其净光合速率下降。在水分胁迫下，植物光合作用受到以水分为主的环境因子的影响远远超过其自身生理因子的影响（韦兰英等，2009），这可能也是本文研究结果与以往研究结果不一致的原因。

叶经济谱是一系列相互权衡或协同变化的功能性状组合，量化描述了植物叶功能性状之间的关系（陈莹婷和许振柱，2014），不同物种有不同的位点（宋贺等，2016）。主成分分析结果表明，11 个叶性状指标在物种−性状排序图中发生了明显的趋异分化现象，7 种植物被明显的划分为两类功能类群。毛葡萄、长穗桑和黄荆等落叶植物位于第一主成分轴的负向区域，具有较高的光合能力、比叶面积和较低的叶组织密度及叶绿素含量，表明落叶植物在叶经济谱中的位置更靠近“快速投资−收益”型物种的一端，趋向于选择光合能力强、比叶面积大但寿命短的生存策略；而枇杷、山黄皮、柠檬和龙须藤等常绿植物的叶片则与之相反，靠近谱的另一端“缓慢投资−收益”型物种，趋向于选择光合能力弱、比叶面积小和寿命长的生存策略。其中，枇杷和龙须藤的功能性状又发生了趋异分化，龙须藤具有较高的叶干物质含量，而枇杷具有较高的水分利用效率，表明物种在资源匮乏的生境中竞争激烈，生态位的分化更加强烈，从而减少了同一生境下不同物种间的竞争强度，有利于形成较高水平的物种多样性和群落稳定性。两种完全不同的生存策略，是物种在长期进化过程中对环境适应的结果，体现了不同生活型的植物根据其需求在自身功能性状之间进行资源优化配置。

叶经济谱为分析全球环境变化对植物生长的影响及其响应与适应机制提供了新的理论和方法，已成为当今植物生态学研究的热点之一（陈莹婷和许振柱，2014；宋贺等，2016；Sakschewski et al., 2015）。对不同优势木本经济植物叶经济谱的研究结果表明，叶经济谱现象在桂西南喀斯特地区不同木本经济植物中同样存在，并进一步指出了不同生活型植物叶片性状特征及其相互关系，体现了它们为实现在喀斯特地区长期生存与繁衍，通过性状间的权衡，采取了不同的适应策略。由于表型性状和生理生化过程观测及试验时间尺度较短，研究结果仅能在一定程度上说明植物如何适应喀斯特环境，今后应加强阐释在气候变化和人类长期干扰影响下，植物适应机制的研究。

参考文献：

ACKERLY D, KNIGHT CA, WEISS SB, et al., 2002. Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants:Contrasting patterns in speaiea level and community level analyses [J]. Oecologia, 130(3): 449-457.

CHEN HS, NIE YP, WANG KL, 2013. Spatio-temporal heterogeneity of water and plant adaptation mechanisms in karst regions: a review [J]. Acta Ecol Sin, 33(2): 317-326. [陈洪松，聂云鹏，王克林，2013. 岩溶山区水分时空异质性及植物适应机理研究进展[J]. 生态学报，33(2)：317-326.]

CHEN WE, WANG JH, MA RJ, et al., 2016. Variance in leaf functional traits of 89 species from the eastern Guangdong of China [J]. Chin J Ecol, 35(8): 2101-2109. [陈文，王桔红，马瑞群，等，2016. 粤东 89 种常见植物叶功能性状变异特征[J]. 生态学杂志，35(8)：2101-2109.]

CHEN YT, XU ZZ, 2014. Review on research of leaf economics spectrum [J]. Acta Phytoecol Sin, 38(10): 1135-1153. [陈莹婷，许振柱，2014. 植物叶经济谱的研究进展[J]. 植物生态学报，38(10)：1135-1153.]

DONG TF, FENG YL, LEI YB, et al., 2012. Comparison on leaf functional traits of main dominant woody species in wet and dry habitats [J]. Chin J Ecol, 31(5): 1043-1049. [董廷发，冯玉龙，类延宝，等，2012. 干旱和湿润生境中主要优

势树种叶片功能性状的比较[J]. 生态学杂志，31(5)：1043-1049.]

FENG QH, SHI ZM, DONG LL, 2008. Response of Plant Functional Traits to Environment and Its Application [J]. Sci Silv Sin, 44(4): 125-131. [冯秋红，史作民，董莉莉，2008. 植物功能性状对环境的响应及其应用[J]. 林业科学，44(4)：125-131.]

HOU WJ, GAO JB, PENG T, et al., 2013. Review of ecosystem vulnerability studies in the karst region of Southwest China based on a structure-function-habitat framework [J]. Prog Geogr, 33(2): 317-326. [侯文娟，高江波，彭韬，等，2013. 结构–功能–生境框架下的西南喀斯特生态系统脆弱性研究进展[J]. 地理科学进展，33(2)：317-326.]

JIANG CM, YU GR, 2010. A review on terrestrial plant acclimation to global environment change [J]. Chin J Eco-Agric, 18(1): 215-222. [姜春明，于贵瑞，2010. 陆生植物对全球环境变化的适应[J]. 中国生态农业学报，18(1)：215-222.]

LI YH, LU Q, WU B, Zhu YJ, et al., 2012. A review of leaf morphology plasticity linked to plant response and adaptation characteristics in arid ecosystems [J]. Acta Phytoecol Sin, 36(1): 88-98. [李永华，卢琦，吴波，等，2012. 干旱区叶片形态特征与植物响应和适应的关系[J]. 植物生态学报，36(1)：88-98.]

LI YH, LUO TX, LU Q, et al., 2005. Comparisons of leaf traits among 17 major plant species in Shazhuyu Sand Control Experimental Station of Qinghai Province [J]. Acta Ecol Sin, 25(5): 994-999. [李永华，罗天祥，卢琦，等，2005. 青海省沙珠玉治沙站 17 种主要植物叶性因子的比较[J]. 生态学报，25(5)：994-999.]

LIU FD, WANG ZS, ZHANG M, et al., 2007. Photosynthesis in relation to leaf nitrogen, phosphorus and specific leaf area of seedlings and saplings in tropical montane rain forest of Hainan Island, South China [J]. Acta Ecol Sin, 27(11): 4651-4661. [刘福德，王中生，张明，等，2007. 海南岛热带山地雨林幼苗幼树光合与叶氮、叶磷及比叶面积的关系[J]. 生态学报，27(11)：4651-4661.]

MENG TT, NI J, WANG GH, 2007. Plant functional traits, environments and ecosystem functioning [J]. Acta Phytoecol Sin, 31(1): 150-165. [孟婷婷，倪健，王国宏，2007. 植物功能性状与环境和生态系统功能[J]. 植物生态学报，31(1)：150-165.]

PANG ZQ, LU WL, JIANG LS et al., 2019. Leaf traits of different growing plants in karst area of Shilin, China [J]. Guihaia 39(8): 1126-1138. [庞志强，卢炜丽，姜丽莎，等，2019. 滇中喀斯特 41 种不同生长型植物叶性状研究[J]. 广西植物，39(8)：1126-1138.]

SAKSCHEWSKI B, VON BLOH W, BOIT A, et al., 2015. Leaf and stem economics spectra drive diversity of functional plant traits in a dynamic global vegetation model [J]. GCB Biol, 21(7): 2711-2725.

SONG H, YU HY, CHEN YT et al., 2016. Leaf economics spectrum among different plant functional types in Beijing Botanical Garden, China [J]. Chin J Appl Ecol, 27(6): 1861-1869. [宋贺，于鸿莹，陈莹莹，等，2016. 北京植物园不同功能型植物叶经济谱[J]. 应用生态学报，27(6)：1861-1869.]

State Forestry Administration 2017. LY/T 2812-2017 methodology for functional traits measurement of woody plants in forests [S]. Beijing: Standards Press of China: 1-3. [国家林业局，2017. LY/T 2812-2017 森林木本植物功能性状测定方法[S]. 北京：中国标准出版社：1-3.]

TANG QQ, HUANG YT, DING Y, et al., 2016. Interspecific and intraspecific variation in functional traits of subtropi-cal evergreen and deciduous broad-leaved mixed forests [J]. Biodivers Sci, 24(3): 262-270. [唐青青，黄永涛，丁易，等，2016. 亚热带常绿落叶阔叶混交林植物功能性状的种间和种内变异[J]. 生物多样性，24(3)：262-270.]

TENG KQ, LI JZ, LIU L, et al., 2014. Exogenous ABA induces drought tolerance: the role of chloroplast and ABA biosynthesis-related gene expression on photosytem II during PEG stress [J]. Acta Physiol Plant, 36(8): 2219-2227.

TOMLINSON KW, POORTER L, BONGERS F, et al., 2014. Relative growth rate variation of evergreen and deciduous savanna tree species is driven by different traits [J]. Ann Bot, 114: 315-324.

WEI LY, YUAN WY, JIAO JF, et al., 2009. The response of SLA and photosynthesis of Medicago sativa and Cichorium intybus to different rates of super absorbent polymer [[J]. Acta Ecol Sin, 29(12): 6772-6778. [韦兰英，袁维圆，焦继飞，等，2009. 紫花苜蓿和菊苣比叶面积和光合特性对不同用量保水剂的响应[J]. 生态学报，29(12)：6772-6778.]

WESTOBY M, FALSTER DS, MOLES AT, et al., 2002. Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species [J]. Ann Rev Ecol Syst, 33: 125-159.

WRIGHT IJ, REICH PB, CORNELISSEN JHC, et al., 2005a. Assessing the generality of global leaf trait relationships [J]. New Phytol. 166(2): 485-496.

WRIGHT IR, GROOM PK, LAMONT BB, et al., 2004. Leaf trait relationships in Australian plant species [J]. Funct Plant Biol, 31: 551-558.

YAO TT, MENG TT, NI J, et al., 2010. Leaf functional trait variation and its relationship withplant phylogenic background and the climate in XinjiangJunggar Basin, NW China [J]. Biodivers Sci, 18(2): 201-211. [尧婷婷，孟婷婷，倪健，等，2010. 新疆准噶尔荒漠植物叶片功能性状的进化和环境驱动机制初探[J]. 生物多样性,18(2)：201-211.]

ZHANG L, LUO TX, 2004. Advances in ecological studies on leaf lifespan and associated leaf traits [J]. Acta Phytoecol Sin, 28(6): 844-852. [张林，罗天祥，2004. 植物叶寿命及其相关叶性状的生态学研究进展[J]. 植物生态学报，28(6)：844-852.]

ZHONG QL, LIU LB, XU X, et al., 2018. Variations of plant functional traits and adaptive strategy of woody species in a karst forest of central Guizhou Province, southwestern China [J]. Acta Phytoecol Sin, 42(5): 562-572. [钟巧连，刘立斌，许鑫，等，2018. 黔中喀斯特木本植物功能性状变异及其适应策略[J]. 植物生态学报，42(5)：562-572.]